Zur Paarung und Eiablage der Agrioninen *(Odonata)*.

Von

KARL F. BUCHHOLZ (Bonn)

(Mit 5 Abbildungen)

Der Poppelsdorfer Schloßweiher — die einzige Wasserfläche des Bonner Stadtgebietes — ist im Frühjahr 1949 entschlammt worden und hat während der Reinigungs-Arbeiten 2 Monate lang trocken gelegen. Hierbei ist die uns leider unbekannt gebliebene alteingesessene Odonatenfauna zugrunde gegangen — was wenigstens für die auf Vegetation angewiesenen Zygopteren als sicher anzunehmen ist.

Es war von Interesse, festzustellen, in welchem Umfang der Weiher seit der Wiederanstauung am 25. 4. 1949 neubesiedelt worden ist. Dies wurde mir durch das Entgegenkommen der Gartenverwaltung ermöglicht; darüber hinaus verdanke ich Herrn Dr. Paul, Botanisches Institut der Universität, die Bestimmung der von den Libellen bei der Eiablage benutzten Pflanzen.

An den besonders innerhalb des botanischen Gartens der Universität vielgestaltigen Ufern dieses Weihers wurden folgende 22 Libellenarten gefangen (mit *) oder bestätigt (ohne Zeichen):

Zygopteren	Anisopteren
1. *Calopteryx splendens*	14. *Aeschna cyanea*
2. *Sympecma fusca*	15. *Anax imperator*
3. * *Lestes virens*	16. *Gomph. spec.*
4. * *Lestes viridis*	17. *Cordulia aenea*
5. * *Lestes dryas*	18. *Libellula quadrimaculata*
6. * *Lestes sponsa*	19. * *Sympetrum flaveolum*
7. *Pyrrhosoma nymphula*	20. * *Sympetrum striolatum*
8. * *Ischnura elegans*	21. * *Sympetrum vulgatum*
9. * *Enallagma cyathigerum*	22. * *Sympetrum sanguineum*
10. * *Agrion puella*	
11. * *Agrion lindeni*	
12. * *Erythromma viridulum*	
13. * *Ceriagrion tenellum*	

Ein mitteleuropäisches Gewässer, das 22 Libellen-Arten aufweist, gilt als artenreich. Dieser Artenreichtum hängt zweifellos mit den für die Eiablage der Zygopteren günstigen Vegetationsverhältnissen zusammen. Doch ist die Individuenzahl im Verhältnis zum Artenreichtum klein und besonders die Anisopteren sind nur vereinzelt anzutreffen. Wenn auch nicht für alle am Weiher angetroffenen Imagines bewiesen werden kann, daß sie sich in seinem Wasser tatsächlich entwickelt haben, so liegt doch kein Grund vor, dies auch nur für eine der angeführten Arten anzuzweifeln.

Es war damit zu rechnen, daß die in naher Umgebung Bonns vorkommenden Arten den Poppelsdorfer Weiher früher oder später wieder besiedeln würden. Die Neubesiedlung an sich ist nicht bemerkenswert; eine ganz besondere Note aber erhält sie durch das Auftreten von drei in Deutschland seltenen, nur sehr lokal vorkommenden und für Bonn bisher nicht einmal nachgewiesenen Arten, nämlich:

Agrion lindeni
Erythromma viridulum und
Ceriagrion tenellum.

Daß diese drei dem mediterranen Faunenkreis angehörenden Arten, für die selbst aus dem klimatisch begünstigten Rheinland nur wenige Nachweise vorliegen, hier plötzlich gemeinsam auftreten, macht die Neubesiedlung ganz besonders interessant.

Agrion lindeni war zahlreich, *Ceriagrion tenellum* vereinzelt und *Erythromma viridulum* die häufigste Libellenart überhaupt. Es ist anzunehmen, daß die Aufeinanderfolge mehrerer warmer Sommer die Ausbreitung und Entwicklung dieser Arten begünstigte.

Es erhebt sich die Frage: woher sind diese Agrioninen zugewandert? Zu ihrer Klärung wurden die Teiche und Tümpel der näheren und weiteren Umgebung von Bonn systematisch nach diesen 3 Arten abgesucht. Linksrheinisch, also auf gleicher Rheinseite wie der Poppelsdorfer Weiher, blieb diese Nachforschung ergebnislos. Rechtsrheinisch dagegen fand ich *Agrion lindeni* am Finkenberg bei Beuel und *Ceriagrion tenellum* an dem von Schmidt (1915) angegebenen Heidetümpel bei Pützchen. Diese nächsten Fundorte liegen 3,5 und 6 km vom Poppelsdorfer Weiher entfernt. Nach der am Weiher häufigsten *Erythromma viridulum* habe ich weit und breit vergeblich gesucht, obwohl ich meine Excursionen bis in die Wahner Heide (etwa 15 km von Bonn) ausdehnte.

Außer der zahlreich vorkommenden *E. viridulum* am nur einige Minuten von meiner Wohnung entfernten Poppelsdorfer Weiher fand ich ein Massenvorkommen von *C. tenellum* in der Wahner Heide. Durch diese besondere Gunst der Verhältnisse erhielt ich Einblick in die Lebensweise dieser seltenen Arten:

Agrion lindeni Selys.

Bisher bekannte Fundorte: Müllekoven (Rahm), Siegmündung (le Roi, E. Schmidt); Wiedbachtal—Westerwald, zwischen Laubachmühle und Dazeroth (E. Schmidt), Menzerather Weiher bei Montjoe (le Roi); Ahrtal zwischen Rech und Dernau (E. Schmidt) und schließlich noch Moseltal zwischen Alf und Bulley, von wo sie Mc Lachlan (1895) als sehr häufig bezeichnete. Hinzu kommen: Schloßweiher Bonn-Poppelsdorf und Finkenberg bei Beuel, zahlreich (Verf.) und nach mündlicher Mitteilung von Dr. E. Schmidt, Nett-Ausfluß am De Witt-See/Niederrhein (E. Schmidt) und Schladern a. d. Sieg (Fastenrath).

Die Angabe von Leonhardt, *A. lindeni* sei besonders schwer zu fangen, kann ich nicht bestätigen. Zwar fliegt sie meist und ausdauernd über offenem Wasser, entfernt vom Ufer; wenn man aber die bevorzugten Flug- und Ruhe-Plätze erreicht, ist sie, dies gilt besonders für Pärchen bei der Eiablage, keineswegs schwer ins Netz zu bekommen.

Zur Paarung wählt das ♂ vertikale Pflanzenteile, vorzugsweise solche, die im Wasser stehen — aber auch Ästchen des Ufergesträuchs. Das ♀ hängt hierbei frei am ♂.

Die Eiablage erfolgt in die Blätter des Froschlöffels *(Alisma plantago L.)* wobei das ♀, am Rande der Blätter sitzend, die Eier auf die Blattunterseite einsticht. Hierbei ‚steht' das ♂ nach „Agrion-Typ" über dem Prothorax des ♀ mit gestrecktem Abdomen frei in der Luft.

Erythromma viridulum (Charp.).

Bisher bekannte Fundorte: Roisdorf (E. Schmidt), Müllekoven (Rahm), Friedrich-Wilhelms-Hütte a. d. Sieg (E. Schmidt), Hülser Bruch bei Krefeld (Remkes), Gangelt

(Steeger). Weder in Roisdorf noch an der Sieg habe ich die Art auffinden können (am Weiher in Roisdorf sind seit 1926 Veränderungen vorgegangen, welche die Odonatenfauna beeinflußten). Hinzu kommt der Schloßweiher in Bonn-Poppelsdorf, wo *E. viridulum* Anfang August die häufigste Libelle und so zahlreich war, daß an warmen Nachmittagen leicht mehrere hundert Pärchen bei der Eiablage angetroffen werden konnten. Ferner nach mdl. Mitteilung von Dr. E. Schmidt, De Witt-See/Ndrh. und Krickenbecker See/Ndrh.

Die Beschreibung des ♀ bei Selys (1876: 195), Ris (1909: 18) und Schmidt (1929: 30) muß ich an Hand des großen, mir zur Verfügung stehenden, frischen Materials ergänzen:

Im Grün des ventralen Teiles des Mesepimeron, in der ganzen Ausdehnung des Mesepisternum und in der Mitte des Metepimeron liegen hell ziegelrote Flecken. Auf den Abdomensegmenten 2 und 3 schließt sich an das dorsale Bronzeschwarz ein blauer (etwas nach türkisblau), gegen das gleichbreite Grün ziemlich scharf begrenzter Streifen an. 9. und 10. Segment tragen dorso-laterale, reinblaue Flecken, die gegen das laterale Gelbgrün scharf begrenzt sind.

Die Art erschien gegen Mitte Juni, der Höhepunkt der Entwicklung reichte von Ende Juli bis Mitte August, vom 20. 8. an nahm ihre Zahl sehr merklich ab. Am 30. 8. sah ich noch einige Pärchen bei der Eiablage und am 6. 9. waren die letzten verschwunden.

Die ♂ ruhen und sitzen häufig auf schwimmenden Pflanzenteilen, vorzugsweise auf Seerosenblättern, *Ceratophyllum*- und Algen-Polstern. Mitunter setzen sie sich auch auf vertikale Pflanzenstengel, wobei sie häufig die Flügel halb aufgeschlagen halten. Diese Flügelhaltung, die ich bisher bei keiner anderen unserer Agrioninen *(Pyrrhosoma, Ischnura, Enallagma, Agrion etc.)* wahrgenommen habe, befremdet für Agrioniden und erinnert sehr an Lestiden.

Am Poppelsdorfer Weiher sah ich die Pärchen nur in den überhängenden Zweigen des Ufergebüschs copulieren, was nicht besagen soll, daß hierzu nicht auch andere Stellen gewählt werden können. Über das Verhalten bei der copula kann ich wegen der schlechten Zugänglichkeit dieser Uferpartien keine genauen Angaben machen; doch bestehen gegenüber *E. najas*, die ich an der Sieg sehr häufig auf Seerosenblättern copulieren sah, Unterschiede.

Die Angabe, daß die Eiablage bei *E. viridulum* nach dem *Lestes*-Typ erfolgt, ist nicht ganz zutreffend.

Gemeinsam ist *Lestes* und *Sympecma, daß* ♂ und ♀ auf dem Substrat sitzen, das ♀ sein Abdomen zuerst in steilem, engem Bogen spannt und ein Ei nach dem anderen einsticht, wobei der Bogen des Abdomens immer flacher wird. Nach Ausnutzung der Reichweite des ♀ Abdomens rückt das Pärchen entweder rückwärts weiter, wobei das ♀ sein Abdomen wieder in steilem Bogen ansetzt *(Lestes)*, oder wechselt fliegend den Platz (häufig, *Sympecma*). Scharf geschieden ist das Verhalten beider Gattungen aber dadurch, daß *Sympecma* immer horizontale, schwimmende Pflanzenteile zur Eiablage wählt, während alle mir bekannten *Lestes*-Arten ihre Eier nur in vertikale Substrate ablegen.

Die Definition des *Lestes*-Typs scheint mir deshalb zu weit gefaßt, weswegen ich einen *Lestes*- und *Sympecma*-Typ unterscheide.

Eine Ausnahme macht allerdings *Lestes viridis*, die sich von den anderen *Lestes*-Arten nicht nur dadurch unterscheidet, daß sie die Eier in die Rinde von Holzgewächsen einbohrt, sondern auch durch ihr Verhalten bei der Eiablage, worauf ich hier nicht näher eingehen kann.

Bei unseren Lestinen lassen sich also ♂ und ♀ immer gemeinsam auf

dem Substrat nieder, *Sympecma-* und *Lestes-Arten* unterscheiden sich dabei durch die horizontale bzw. vertikale Haltung. Da auch Vertreter der Unterfamilie Agrioninae teils die horizontale *(E. viridulum)*, teils die vertikale *(E. najas, C. tenellum)* Haltung einnehmen, wenn sich das Pärchen zur Eiablage niederläßt, so halte ich eine Unterteilung des bisherigen Begriffs *Lester*-Typ in einen *Lestes-* (vertikal) und *Sympecma*-Typ (horizontal) für angezeigt.

Nach Münchberg unterscheidet sich *E. viridulum* bei der Eiablage nicht von ihrer „europäisch-asiatischen Schwester", womit nur *E. najas* gemeint sein kann. Wenn Münchberg weiter sagt, daß die Eiablage „immer in Postcopula und in die emportauchenden Ceratophyllumbüschel" erfolgt und er eine Submersion bei *E. viridulum* nie zu Gesicht bekam, so ist ja damit bereits ein Unterschied im Verhalten der beiden Arten gegeben und aufgezeigt; denn nach übereinstimmenden Angaben vieler Beobachter legt *E. najas* die Eier vorzugsweise in vertikale Substrate ab, wobei die Paare auch untertauchen. Da ich *E. najas* auch bei der Eiablage an horizontalen Substraten beobachtete, sie aber niemals in der *Agrion*-Stellung, das heißt, das ♂ niemals frei in der Luft auf dem ♀ stehen sah, so wechselt das Verhalten dieser Art zwischen *Lestes-* und *Sympecma*-Typ. Hier liegt also ein Fall vor, wo eine Art wechselweise zwischen den Verhaltens-Formen wählt, die bei anderen Arten zur Norm geworden sind.

Nach alledem, was bisher über die Eiablage von *E. viridulum* bekannt ist, müßte man schließen, *E. viridulum* folge hierbei dem *Sympecma*-Typ Das trifft aber nicht ganz zu. Es lassen sich vielmehr zwei Verhaltensformen herausstellen, von denen jede, gleich häufig vorkommend, wiederum deutliche Abwandlungen zeigt:

V e r h a l t e n s f o r m 1. Hierbei setzt sich das ♂ derart auf den Rand von Seerosenblättern, daß das ♀ um die Abdomenlänge des ♂ vom

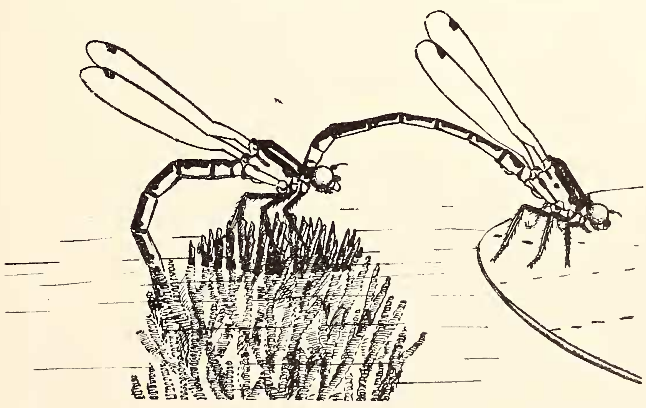


Abb. 1: Erythromma viridulum, Eiablage (Vergr. etwa 1,5 ×) Verhaltensform 1, ♂ und ♀ sitzend.

Blattrand entfernt bleibt. Findet das ♀ am *Ceratophyllum*-Rasen Halt, so läßt es sich gleichfalls nieder (Abb. 1) und beginnt sofort mit der Eiablage. Ragen aber die *Ceratophyllum*-Polster nicht über die Wasseroberfläche hinaus, so tritt eine nicht selten zu beobachtende

A b w a n d l u n g d e r V e r h a l t e n s f o r m 1 auf: gewöhnlich versucht zunächst auch das ♀ Fuß zu fassen, zieht aber, wenn das nicht gelingt, die Beine an den Thorax an und wird dann allein von dem ausgestreckten Abdomen des ♂ gehalten. (Abb. 2). Das ♀ krümmt sein Abdomen in das Wasser bis zum Substrat und legt die Eier in gleicher Weise ab, als säße es selbst auf einer festen Unterlage. Wie es scheint, ist diese (doch sicherlich anstrengende) Haltung dem ♂ nicht zuwider, denn die Dauer der Eiablage an einem Platz unterscheidet sich durchschnittlich nicht von der Verhaltensform 1.

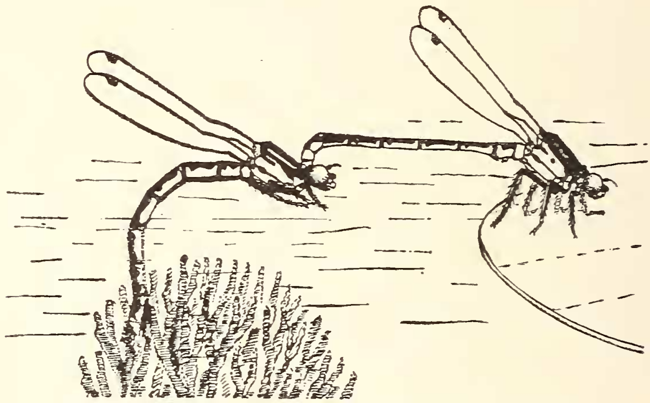


Abb. 2: Erythromma viridulum, Eiablage. (Vergr. etwa 1,5 ×) Abwandlung der Verhaltensform 1, das ♂ hält das ♀ frei in der Schwebe.

Obwohl die Eiablage bei *E. najas* anders vor sich geht, ergibt sich doch eine interessante Parallele: auch das *najas*-♂ hält nicht selten sein ♀ mit ausgestrecktem Abdomen in der Schwebe, wie schon von Wesenberg-Lund beschrieben und abgebildet.

Völlig anders verhalten sich die Pärchen dort, wo sie keine Seerosenblätter, sondern *Ceratophyllum*-Rasen vorfinden. Schon beim Anfliegen nehmen ♂ und ♀ eine andere Stellung zueinander ein als dort, wo Seerosenblätter dem ♂ zu sitzen gestatten. Beim Fehlen von Seerosenblättern bilden die Körperachsen im Fluge einen Winkel von etwa 60° zueinander, das ♂ fliegt also höher als das ♀; über Seerosenblättern dagegen fliegt das Paar wesentlich gestreckter, das ♂ nur wenig höher als das ♀, so daß die Körperachsen einen Winkel von höchstens 30° zueinander bilden. Das erleichtert dem ♂ das Niedersetzen wesentlich und bewahrt das ♀ davor, bei der Landung vom ♂ auf das Wasser gedrückt zu werden. Auch macht das ♂ über *Ceratophyllum*-Polstern niemals den Versuch, selbst auf dem Substrat zu landen, sondern überläßt es hier stets dem ♀ allein, sich festzuklammern: das ♂ muß sich also nach Agrion-Typ frei in der Luft stehend über dem ♀ halten.

V e r h a l t e n s f o r m 2. Fliegt das Pärchen einen über den Wasserspiegel hinausragenden *Ceratophyllum*-Trieb an, so bremst das ♂ seinen Flug, kommt also während der Landung in eine Lage, die der senkrechten Stellung über dem Prothorax des ♀ angenähert ist. Das ♂ macht aber gewöhnlich gar nicht erst Anstalten, nach dem *Agrion*-Typ „stehen" zu bleiben, sondern senkt sich nach vorn herab, bis sein gestreckter Körper zur Horizontalen einen Winkel von etwa 30°, selten mehr, niemals über 45° bildet und hält sich schwirrend in dieser Lage (Abb. 3). Diese Haltung, die der von *Agrion*-Arten bei starkem Wind zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichts eingenommen ähnelt, wird aber bei *E. viridulum* stets auch bei Windstille beobachtet, ist also zur Norm geworden.

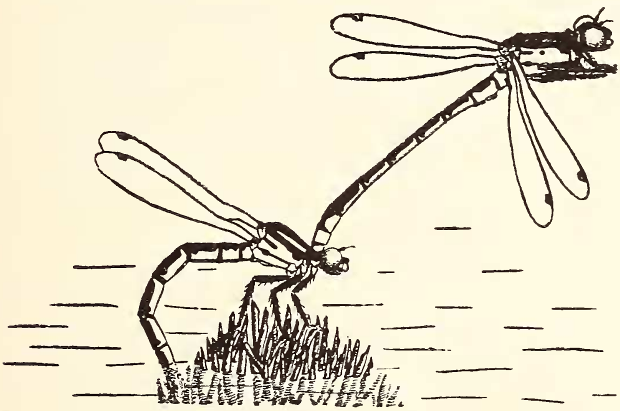


Abb. 3: *Erythromma viridulum*, Eiablage. (Vergr. etwa 1,5 ×) Verhaltensform 2, das ♂ hält sich schwirrend über dem ♀.

A b w a n d l u n g d e r V e r h a l t e n s f o r m 2. Eine Modifikation des geschilderten Verhaltens ist die typische *Agrion*-Stellung: In etwa 20 bis 30 % der Fälle setzt sich das ♀ nieder, das ♂ dagegen bleibt mit angelegten Flügeln frei in der Luft „stehen". Ganz offensichtlich aber ist dem ♂ diese Haltung unbequem, denn es geht sehr häufig aus ihr in die Schrägstellung über, nur in verschwindenden Ausnahmen auch einmal umgekehrt von der schrägen in die Agrion-Stellung.

Durch meine an Hunderten von Copulationspärchen wiederholten Beobachtungen kann ich über die Häufigkeit der verschiedenen Stellungen bei der Eiablage folgendes Zahlenverhältnis geben: Die Verhaltensform 1 wird bei etwa 40 % der Fälle, ihre Abwandlung bei 10 %, die Verhaltensform 2 bei 35 % und ihre Abwandlung bei 15 % angewendet.

E. viridulum ist also bei der Eiablage auf keinen Typ festgelegt. Das Verhalten schwankt zwischen (modifiziertem) *Sympecma*-Typ und *Agrion*-Typ, wobei das vom ♂ geübte Verfahren, das ♀ frei zu halten, besonders auffällig ist. Es ergibt sich, besonders wenn noch berücksichtigt wird, daß das vertikal sitzende ♂ die Flügel häufig — ähnlich den *Lestes*-Arten — gespreizt hält, das Bild eines sehr wenig spezialisierten Verhaltens.

Sobald die Abendschatten auf die von *E. viridulum* bevorzugten Uferpartien fallen, suchen die Tiere die Schlafstellen auf. Im Gegensatz zu der während des Tages weitaus bevorzugten horizontalen Stellung setzen sie sich zur Nachtruhe stets vertikal, wobei der Lichteinfall keine Rolle spielt, wohl aber in gewissem Grade die Windrichtung. Auffallend ist, daß Schilfblätter und Schilfgrasstengel, die über dem Wasser stehen, bevorzugt werden: dies steht im Gegensatz zum Verhalten der meisten anderen Libellen, die abseits vom Wasser nächtigen, stellt aber zu *E. najas* eine weitere Parallele her. Nach Wesenberg-Lund übernachtet *E. najas* „an den obersten Spitzen der Equiseten".

E. viridulum sitzt teils vereinzelt, teils zu mehreren beisammen, wobei eine Trennung nach Geschlechtern nicht beachtet wird. Auch ist von der tagsüber stets auffallenden Streitlust und Rivalität um die Plätze nichts zu bemerken; die neu Hinzukommenden werden von den bereits Anwesenden nicht beachtet, selbst wenn sie ihren Platz in deren unmittelbaren Nähe wählen. Das Ruhebedürfnis und wohl auch die sinkende Temperatur unterdrücken bei diesen Sonnentieren alle anderen Regungen nach dem in ständiger Bewegung verbrachten Tag.

Ceriagrion tenellum (de Vill.).

Bisher bekannte Fundorte: Kalkarer Bruch (Steeger, Aertz, le Roi, E. Schmidt); Wahner Heide (le Roi, von Jordans, E. Schmidt); Siegburg (E. Schmidt); Hildener Heide (Schauss, Niess); Haaner Heide (E. Schmidt); Hinsbeck (Steeger); Vinkrath bei Kempen (Steeger); Weenzer Venn (Aertz, Steeger)
(Steeger); Gangelt (Steeger, Aertz); Moers (Steeger); Königsveen bei Falselt (Steeger); Weenzer Venn (Aertz, Steeger); Torfveen bei Gahlen (Steeger); Geldern (Aertz); Goch (Aertz); Heidetümpel bei Pützchen (E. Schmidt, Rahm) Hangelar (E. Schmidt, Rahm). Hinzu kommt: Schloßweiher Bonn-Poppelsdorf.

C. tenellum fand ich am Heidetümpel bei Pützchen, sowie am Leyenbach in der Wahner Heide in Anzahl; an einem breiten, verwachsenen Graben zahlreich und an einem Bombentrichter — in sumpfiger Umgebung — in Mengen. Dieser etwa 2,5 km nördlich des Moltketurmes gelegene Sprengtrichter hat etwa 6 m Durchmesser, zu drei Vierteln ist sein Ufer 80 cm hoch, überhängend, mit Heidekraut, Buschwerk und hohem Gras bewachsen, nur der östliche Teil ist flach ansteigend und gut zugänglich. Im Frühjahr flogen hier *Agrion hastulatum*, *A. puella*, *Anax imperator*, *L. quadrimaculata* und *Leucorrhinia dubia* (Eiablage). *C. tenellum* war Ende Juli bei weitem die häufigste Art, vergesellschaftet mit einigen *Enallagma cyathigerum*, *Aeschna cyanea* und einigen *Sympetrini*. Häufig sah ich ♂ von *C. tenellum* von *S. scoticum* verfolgt, sie flogen dann in die Grasbüchel hinein, doch hatte ich niemals den Eindruck eines ernsthaften Angriffs.

Unter der Population des Sprengtrichters, die zur Zeit der Beobachtung mindestens 200 Tiere umfaßte, fand ich nur heterochrome ♀. Die dem ♂ in Zeichnung und Färbung entsprechende Form fehlte ebenso, wie die mit vollständig bronzeschwarzem Abdomen. Ihre Verteilung auf die Formen b und c (Schmidt 1929: 31) entsprach etwa dem Zahlenverhältnis 3 : 5. Die verschiedenen Formen der ♀ sind von Selys und später noch einmal von Lucas benannt worden.

Den Zeitpunkt des Erscheinens vermag ich nicht anzugeben, da ich dieses Vorkommen erst im Juli entdeckte. Das Maximum der Entwicklung fiel in die ersten Augusttage. Am 14. und 17. 8. war der Höhepunkt noch nicht überschritten. Am 29. 8. war die Witterung etwas kühl und windig, doch flog diese zierliche Libelle, sobald nur die Sonne für einen Augenblick hervor kam. Obwohl des Wetters wegen ein sicherer Vergleich nicht möglich war, hatte ich den Eindruck, daß *C. tenellum* in der Zahl bereits stark zurückging. Nach ein paar kühlen und regnerischen Tagen war sie am 7. 9. verschwunden.

Einzelne ♂ befinden sich nur selten über dem Wasser. Sie fliegen meist langsam suchend durch die Ufervegetation, um jedes ♀, das sie erspähen, zu ergreifen. Am 14. 8. wurden die an sich schon guten Beobachtungs-

verhältnisse dieser übersichtlichen und dicht besiedelten Lokalität durch die Windrichtung noch weiter begünstigt. Die meisten Pärchen, die sich gerade vereint hatten, flogen nämlich, um bei dem herrschenden Ostwind in Lee zu kommen, die einzige flachböschige Uferstelle an. Hier war nur schütterer Graswuchs, so daß ich gut beobachten und die einzelnen Pärchen (zeitweise 20—30 auf einem Quadratmeter) auseinanderhalten konnte.

Die Übertragung des Sperma vom Genitalporus des 9. auf das Copulationsorgan des 2. Segments beim *tenellum*-♂ — ich habe die ♂ mehrfach ♀ ergreifen sehen — erfolgt nicht erst nach Ergreifung des ♀. Sie muß ihr vorausgehen und wird wohl im dichten Gras, ehe das ♂ auf die Suche nach ♀ geht, vorgenommen. Da die im Grase sitzenden *tenellum*-♂ schwer auszumachen sind und die Spermaübertragung auf die Samenkapsel nur kurze Zeit dauert, ist es verständlich, daß dieser Vorgang leicht der Beobachtung entgeht. Meine Auffassung aber wird durch das Verhalten der nahe verwandten *Agrion puella* wahrscheinlich, bei der ich feststellte, daß das ♂ seine Samenkapsel v o r Ergreifen des ♀ füllt.

Die „per collum" anfliegenden Pärchen ließen sich am Uferrand stets weiter als 50 cm vom Wasser entfernt nieder. Diese Regelmäßigkeit war bei der großen Anzahl der Tiere auffallend. Der Grund hierfür wurde mir bald recht drastisch von einem Moorfrosch *(Rana arvalis)* vorgeführt, der ein Pärchen im Sprunge verfehlte, als es sich nur etwa 20 cm vom Uferrand entfernt niederließ, wo der Frosch im flachen Wasser sitzend auf Beute gelauert hatte.

Ein nur kurzes und oberflächliches Überblicken auch vieler, nahe beieinander sitzender Copulationspärchen, würde schwerlich die bevorzugte Stellung des ♂ erkennen lassen, denn die einen sitzen an vertikalen Stengeln, andere hängen an steil aufgerichteten Blättern und wieder andere sitzen gar oben auf solchen. Die Platzwahl könnte also als regellos erscheinen.

Bei längerer Beobachtung ist jedoch deutlich auszumachen, daß die ♂ der „per collum" anfliegenden Pärchen immer senkrecht oder zumindest steil stehende Unterlagen zum Niedersetzen auswählen, die zu suchen die Pärchen mitunter längere Zeit umherfliegen (Abb. 4). Wird das Pärchen während der Copulation gestört und fliegt es in der typischen Copulationsstellung — „das Rad bildend" — fort, dann greift das ♂ allerdings auch häufig wahllos nach einem neuen Halt.

Es ist übrigens immer nur das ♂, das den Halm oder das Blatt erfaßt, auch wenn sich das Paar — nach einem Ortswechsel — auf der Oberfläche eines Blattes niederläßt, macht das ♀ keinen Versuch, sich hinzusetzen, sondern läßt sich einfach mit angezogenen Beinen, am Blattrand vorbei, herunterhängen. Selten und meist nur zu Beginn der copula umfaßt das ♀ sein eigenes Abdomen mit den Beinen, nicht jedoch — wie es Schmidt für *Calopteryx splendens* angibt — um dem ♂ in praecopula sein Abdomen entgegen zu heben.

Nach der Platzwahl und vor der Paarung verhält sich das Pärchen zunächst völlig ruhig: das ♂ sitzt mit etwas abgestrecktem Abdomen, an dem das ♀ senkrecht herabhängt. Alle ♀ zeigen anfangs nur geringe Neigung zum Copulieren: die ♂ müssen die ♀ durch Ankrümmen des Abdomens erst wiederholt anheben und wieder sinken lassen, ehe sie ihr

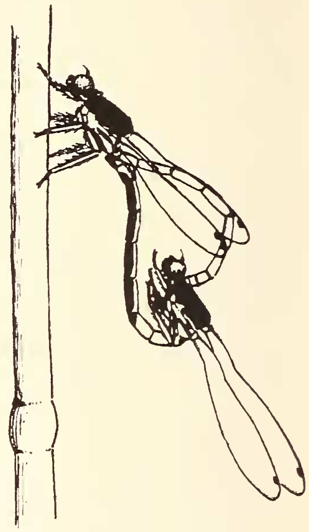


Abb. 4: Ceriagrion tenellum, typische Copulationsstellung. (nach fotogr. Aufnahme d. Verf., ca. 1,2 ×).

Abdomen nach vorn unter das des ♂ bringen. In immer kürzeren Abständen hebt das ♂ das ♀ an, wobei nur die basalen Abdomensegmente in die Horizontale gebracht werden und die distalen Segmente, leicht ventralwärts gekrümmt, fast in der Senkrechten bleiben. Steif wie ein Stock hängt das ♀ hierbei herab, bis es schließlich von dem ♂ regelrecht geschüttelt wird und nun — zunächst anscheinend wiederwillig — das Abdomen nach oben, dem des ♂ entgegenkrümmt. Die ersten Ansätze zur Paarung sind nur leichtes Ankrümmen des Abdomens, bis schließlich auch die Bewegungen des ♀ energischer und zielstrebender werden. Hebt aber das ♀ sein Abdomen erst bis zum 2. Segment des ♂ empor, so ist — obwohl auch hierzu meist noch einige Versuche erforderlich sind — die Geschlechts-Verankerung schnell hergestellt. Die Präcopula nahm im Mittel bei 12 beobachteten Pärchen — alle hier mitgeteilten Zeiten wurden mit der Taschenuhr festgelegt und notiert — 5 Minuten in Anspruch. Viel kürzer war die Zeit in keinem Fall, dagegen brauchte eines der Pärchen beinahe 10 Minuten.

Hatte sich das ♀ am 2. Segment des ♂ verankert, so legten alle Pärchen eine kleine Pause ein, während der sie sich völlig ruhig verhielten. Die Copulation selbst nimmt geraume Zeit in Anspruch und fordert vom Beobachter einige Geduld. Als durchschnittliche Dauer ermittelte ich für 8 Pärchen 45 Minuten, keines brauchte weniger als 40 und

einige fast 60 Minuten. Nur die besonders günstigen Verhältnisse des Ortes und Beobachtungstages gestatteten, diese Ermittlungen schließlich für 8 Pärchen zu Ende zu führen, die für weit mehr begonnen wurden. Wie leicht nämlich derartige Beobachtungen unterbrochen werden können, mag ein Beispiel zeigen: Eines der Pärchen wurde von einer Fliege, die es im Fluge anstieß, gestört und schied für weitere Beobachtungen aus, da es nach dem Platzwechsel verdeckt saß. Neben solchen unerwarteten Störungen kann auch jedes neu hinzukommende Pärchen die Beobachtungen unterbrechen. Entweder bringt es durch sein Anfliegen andere Pärchen zum Platzwechsel, oder aber die bei der Annäherung des Pärchens in Bewegung geratenen ledigen ♂ verursachen dies. Kurz: jede Bewegung von Artgenossen, besonders aber copulierender Pärchen, veranlaßt die ledigen ♂, von allen Seiten heranzuschwirren, sich den Pärchen oft bis zur Berührung zu nähern und häufig zum Auffliegen zu veranlassen; niemals jedoch sah ich, daß hierbei die ledigen ♂ den Versuch machen, copulierende ♀ zu ergreifen.

Während der copula selbst laufen zunehmend häufig Wellenbewegungen über das Abdomen des ♂, vergleichbar mit dem Schreiten der Spannerraupen. Diese Bewegungen werden hervorgerufen durch den verschiedenen Grad der Abknickung der basalen Segmente und sind nur so zu deuten, daß die Einstülpung des Penis mit ihnen zusammenfällt; Flügel und Beine bleiben bei ♂ und ♀ wähend der Copulation unbewegt.

Ist die Begattung beendet, so löst das ♀ sein Abdomen von dem des ♂, ohne daß sichtbare Zeichen dies ankündigen. Gleich nach der copula fliegt das Pärchen zu einem Ruheplatz über dem Wasser, wo es sich auf einem annähernd horizontal gerichteten Blatt niederläßt. Hier verhalten sich beide Partner 5—10 Minuten lang völlig ruhig. Danach übernimmt das ♀ die Initiative, bringt sein Abdomen nach vorn und zeigt dadurch dem ♂ an, daß es zur Eiablage bereit ist. Nun aber läßt sich das ♂ nötigen; in den weitaus meisten Fällen mußte das ♀ seine Aufforderung, die dann durch leichtes Flügelschwirren unterstützt wird, mehrfach wiederholen. Gewöhnlich werden die Ruheplätze noch mehrfach gewechselt, ehe die Eiablage beginnt, wobei der nächstfolgende der Wasseroberfläche stets näher liegt, als der vorhergehende.

In der Wahl des Eiablageplatzes ist eine deutliche Rivalität zwischen ♂ und ♀ zu bemerken, die wahrscheinlich aus der unbequemen Stellung resultiert, die die Platzwahl des einen Partners dem anderen aufnötigt. Am Beobachtungsplatz, mit ausgedehntem Schwimmrasen von *Juncus supinus*, wurden die Eier nur in dieses Substrat abgelegt. Zum Niedersitzen wählen die ♂ vorzugsweise die etwa 10 cm über das Wasser emporragenden *Juncus*-Triebe, die — besonders im Sonnenlicht — sehr gut mit ihrer eigenen, leuchtend roten Farbe übereinstimmen, wodurch eine vorzügliche Tarnung zustandekommt. Das ♀ sitzt bei der Eiablage meist

nur wenig über dem Wasserspiegel und bringt das Abdomen ziemlich gestreckt in den *Juncus*-Rasen hinein, was an der Haltung der basalen Segmente gut zu erkennen ist, solange nicht das ganze Abdomen eingetaucht wird. Wenn das ♂ anfänglich zu hoch sitzt, so daß das ♀ sein Abdomen nur wenig eintauchen kann, rückt das Pärchen abwärts. In dieser Stellung bleiben die Paare oft bis zu 10 Minuten an ein und demselben Platz, wobei, wie aus den Bewegungen des ♀ zu schließen ist, eine große Zahl von Eiern, schätzungsweise 30 und mehr, abgelegt wird.

Das ♀ faßt beim flachen Flug des Stellungswechsels stets, wenn es kann, auf dem *Juncus*-Rasen Fuß, klammert sich fest und zwingt so das ♂, nach dem *Agrion*-Typ frei zu ‚stehen'. Hierbei krümmt das horizontal sitzende ♀ sein Abdomen an und sticht die Eier in die Stengel ein. Bei der Eiablage unter Wasser hatte ich hingegen den Eindruck, als würden die Eier lediglich am Substrat abgestreift. Diese Annahme mag der bisherigen Ansicht widersprechen, doch führe ich als Beleg an, daß lebend in Tüten eingebrachte ♀ hierin Eier ablegten, wobei sie von ihrem Legebohrer keinen Gebrauch machen konnten. Sie sind also wohl in der Lage, auch ohne Zuhilfenahme des Legebohrers die Eier auszustoßen, was ja bei den Anisopteren mit reduziertem Ovipositor die Regel ist. Bei den mit vollständigem Ovipositor ausgerüsteten Arten habe ich Eiablage ohne Zuhilfenahme des Legebohrers (in Tüten) bisher nur bei *C. tenellum* und *Ischnura elegans* kennengelernt.

Den ♂ ist es sichtlich unbequem, in der Stellung des *Agrion*-Typs, also auf dem ♀ steil in der Luft ‚stehend', lange auszuhalten. Wenn sie ein Weilchen ruhig mit angelegten Flügeln „gestanden" haben, beginnen sie zu flattern, versuchen aufzufliegen und stören dadurch das ♀. Deshalb dauert die Eiablage nach diesem Modus an einem Platz niemals so lange wie oben beschrieben. Gelegentlich unterbrechen die ♂ die Eiablage und steuern mit ihren ♀ überhängende Zweige von Buschwerk an, um dort zu ruhen. Die ♀ sitzen dann mit abgestrecktem Abdomen so lange völlig ruhig, bis der Legedrang sie zwingt, den Hinterleib entsprechend zu bewegen, was von den ♂ als Zeichen dafür gewertet wird, dem Wasser wieder zuzufliegen.

Wegen der vielen Frösche, die auf dem Schwimmrasen saßen oder in Wasserlöchern lagen, schien mir die Platzwahl der ♂ sicherer als die der ♀: das an senkrechter Unterlage sitzende Pärchen verschmilzt besser mit seiner Umgebung; auch wird bei diesem Modus der Eiablage seltener der Platz gewechselt. Denn gerade beim Wechseln des Platzes, wenn das Pärchen niedrig über dem *Juncus*-Rasen umherfliegt, ist es einer Gefährdung durch die Frösche besonders ausgesetzt. Wenn auch die Frösche erstaunlich oft fehlschnappen, und ebenso häufig erstaunlich träge sind und sozusagen totsichere Happen auslassen, so sah ich doch einige Pärchen in ihren Mäulern verschwinden.

Trotz größter Aufmerksamkeit konnte ich nie feststellen, daß die Copulation, wie ich es z.B. bei *Agrion puella* häufig sah, während der Eiablage wiederholt wurde. Es scheint, als genüge dem ♀ von *C. tenellum* eine einmalige Begattung zur Ablage der reifen Eier.

Hat das ♀ eine größere Serie von Eiern abgelegt, so trennt sich das Pärchen. Die Trennung erfolgt gewöhnlich 40—50 cm über dem Wasser auf Blättern. Das ♀, das keine ablegereifen Eier mehr hat, gibt dem ♂ hierzu das Zeichen, indem es mit halb aufgeschlagenen Flügeln mehrfach schnelle, von kurzen Pausen unterbrochene Schwirrbewegungen macht. Hierauf löst das ♂ die Appendices vom Prothorax des ♀ und die Partner verlassen einander.

Bei *Agrion puella* konnte ich vielfach beobachten, daß allein sitzende ♂ — die also nicht durch den Anblick copulierender Pärchen erregt sein konnten — die Spermaübertragung auf ihre Samenkapsel vornahmen und sich erst nachher auf ♀-suche begaben. Meine Beobachtungen bestätigen diejenigen von Klein. Wesenberg-Lund dagegen sagt, daß das *puella*-♂ die Spermaübertragung auf seine Samenkapsel erst vornimmt, nachdem es das ♀ ergriffen hat und auf dessen Kopf und Thorax steht. Diese sich widersprechenden Aussagen können dadurch eine Erklärung finden, daß das ♂ — der Beobachtung Wesenberg-Lunds — sich gerade anschickte, die Spermaübertragung zu vollziehen, als es durch den plötzlichen Anblick eines ♀ veranlaßt wurde, dieses zu ergreifen; und da es zur Copulation noch nicht vorbereitet war, mußte es die Spermaübertragung nachholen. Denkbar wäre schließlich auch, daß eine feste Regel hierfür bei den Agrioniden nicht besteht. Zu einem abschließenden Urteil sind unsere Kenntnisse noch zu gering, doch neige ich zu der Auffassung, daß die Spermaübertragung auf die Samenkapsel normalerweise erfolgt, ehe das ♂ auf die ♀-suche geht.

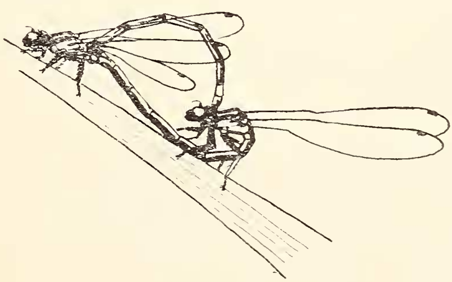


Abb. 5: Agrion puella, typische Copulationsstellung. (nach fotogr. Aufnahme d. Verf., ca. nat. Größe)

Hat ein *puella*-♂ sein ♀ ergriffen, so fliegt das Paar per collum eine Pflanze an, die im Wasser wie auf dem Ufer stehen kann. Bevorzugt werden Blätter mit schwacher Neigung, auf die sich ♂ und ♀ gemeinsam setzen (Abb. 5), worauf das ♀ sein Abdomen sogleich nach vorn führt. Die bei *C. tenellum* beschriebenen Bewegungen des ♂-Abdomens finden nun ganz entsprechend statt, doch machte das ♂ gegen Ende der Begattung — die nur selten länger als 15 Minuten dauert — eigenartige Bewegungen mit den Beinen, die nur als Ausdruck eines aufs höchste gesteigerten Erregungszustandes gewertet werden können.

Zunächst fiel mir ein zufällig wirkendes, wechselseitiges Anheben der Hinterbeine auf, ein Vorgang, den ich später bei vielen Copulationspärchen sich wiederholen sah. Diese Bewegungen werden immer ausgeprägter, je länger die Copulation andauert, die Beine werden höher und höher angehoben, zittern und führen Streichbewegungen in Höhe des 2. und 3. Segmentes aus. Schließlich werden beide Beine zugleich angehoben und machen lebhaft wedelnde, zitternde Bewegungen, wobei sie häufig miteinander in Berührung gebracht werden. Mit diesem Zeitpunkt fällt eine Schwirrbewegung der Flügel zusammen, die sowohl vom ♂ als auch vom ♀ ausgeführt wird. Nach kurzer Zeit völliger Bewegungslosigkeit löst dann das ♀ sein Abdomen von dem des ♂.

Die Eiablage erfolgt bekanntlich nach dem *Agrion*-Typ (nur einmal unter hunderten beobachteter Pärchen sah ich, daß sich das ♂ vor dem ♀ niederließ). Das ♀ wählt zur Eiablage vorzugsweise die Oberseite schwimmender Pflanzenteile. Gelegentlich wird die Eiablage zur Wiederholung der Copulation unterbrochen, wozu das ♂ keine erneute Spermaübertragung auf die Samenkapsel vorzunehmen braucht.

Vergleicht man den zeitlichen Ablauf der Copulation bei *Agrion puella* und *Ceriagrion tenellum*, so erscheint die Paarung bei *C. tenellum* unverhältnismäßig verlängert. Überhaupt scheinen alle Agrioniden hierfür eine weit längere Zeit zu benötigen, als Vertreter anderer Familien, wie z. B. aus den Angaben von Schmidt für *Calopteryx splendens* und Hornberger für *Aeschna cyanea* — für die etwa 5 Minuten angegeben werden — hervorgeht.

Ungleich größere Bedeutung kommt aber den verschiedenen Verhaltensformen der Agrioniden bei der Eiablage zu. Bedenkt man, daß das Verhalten bei der Eiablage bei den einzelnen Familien, ja selbst Gattungen, von festgelegten Regeln bestimmt wird, so muß den Fällen, bei denen Abweichung von der sonst gültigen Regelfestigkeit beobachtet wird, besondere Aufmerksamkeit zugewandt werden. Die wechselweise Anwendung verschiedener Eiablage-Typen, wie sie vorstehend für Vertretern zweier verschiedener Gattungen beschrieben wurde, wirft interessante Fragen auf, die jedoch erst nach dem Studium weiterer in Betracht kommender Arten beantwortet werden können. Bei *E. viridulum*

und *C. tenellum* kann von einem fest umrissenen Eiablagetyp nicht die Rede sein, vielmehr scheint die Entwicklung zu einem Typ hin noch im Fluß befindlich. Interessant ist hierbei besonders, daß offenbar ♂ und ♀ anderen Zielen zustreben, was dadurch zum Ausdruck kommt, daß die ♂ beider Arten die Stellung nach dem *Lestes-* bzw. *Sympecma*-Typ, also dem Sitzen auf vertikaler bzw. horizontaler Unterlage, bevorzugen, während die ♀ gerne auf horizontaler Unterlage sitzen und die ♂ in den *Agrion*-Typ zwingen, also zum freien, vertikalen ‚Stehen' über dem Prothorax des ♀.

Zusammenfassung

1. Für den von Wesenberg-Lund eingeführten Begriff des *Lestes*-Typs bei der Eiablage wird eine Unterteilung in *Lestes* -Typ (vertikale Stellung) und *Sympecma-Typ* (horizontale Stellung) vorgeschlagen.

2. *Erythromma viridulum* und *Ceriagrion tenellum* befolgen kein starres Schema bei der Eiablage.

3. Bei *Erythromma viridulum* pendelt das Verhalten bei der Eiablage zwischen *Sympecma-* und *Agrion*-Typ.

4. Bei *Ceriagrion tenellum* dagegen schwankt das Verhalten bei der Eiablage zwischen *Lestes-* und *Agrion*-Typ.

Zitierte Literatur

HORNBERGER, F.: Die Copula der *Aeschna cyanea*. Jenaische Z. f. Naturwiss. 55, 1917.

KLEIN, B. M.: Beobachtungen an Odonaten. Biol. Zentralbl. 52, 1932.

KLEIN, B. M.: Die Eiablage bei *Agrion puella* L. Der Naturforscher, H. 3, 1933.

LEONHARDT, W.: Die Odonaten der näheren Umgebung Cassels. Entom. Z. Guben. 1913.

MÜNCHBERG, P.: Beitrag zur Kenntnis der Biologie der Lestinae Calv. (Odonata). Internt. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph., Bd. 28, 1933.

MÜNCHBERG, P.: Über die Fortpflanzungsverhältnisse, insbesondere die Paarung und Eiablage der Zygoptera Norddeutschlands. Nat. Abt. d. Grenzmärkischen Ges. z. Erforsch. u. Pflege d. Heimat, Schneidemühl, 1935.

REMKES, E.: Die Odonaten des Hülserbruchs. Mitt. Ver. Nat. Krefeld, 1909.

RIS, F.: Odonata in Brauer: die Süßwasserfauna Deutschlands. Jena, 1909.

le ROI, O.: Beiträge zur Libellenfauna der Rheinprovinz. Ber. Vers. Bot. Zool. Ver. Rheinl. u. Westf., 1908.

le ROI, O.: Die Odonaten der Rheinprovinz. Verh. Nat. Ver. Rhld.-Westf. 1916.

SCHMIDT, E.: Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung der Libellen in den Rheinlanden. Ver. Nat.-hist. Ver. Rhld.-Westf. 1926.

SCHMIDT, E.: Beobachtungen aus dem Leben der *Calopteryx splendens* und anderer Libellen. Konowia, 5. 1926.

SCHMIDT, E.: Odonata in Bromer: Die Tierwelt Mitteleuropas. Leipzig, 1929.

de SELYS-LONGCHAMPS, E.: Synopsis des Agrionines. 5me légion: Agrion. Bull. Acad. Roy. Belgique. 2.er Ser. Vol. 41, 1876.

WESENBERG-LUND, C.: Odonatenstudien. Internat. Revue Hydrobiol. u. Hydrograph. 6. 1913/14.

Anschrift des Verfassers: Dr. KARL F. BUCHHOLZ, Bonn, Baumschul-Allee 47